Klima
Energie
Biomasse
Krankheiten
etc.
Ökosystem
Stoffe
Wasser, Boden, Untergrund

ABB. 1 *Ein Ökosystem ist ein kleiner, aber funktionell kompletter Ausschnitt aus der Biosphäre. Es besteht aus Boden, Atmosphäre und den darin lebenden Organismen, die in der Abbildung schematisch durch Quadrate, Kreise und Dreiecke dargestellt sind. Durch die „Arbeit" dieser Organismen kann das Ökosystem Energie und Stoffe als Input aufnehmen, sie verarbeiten und dadurch zahlreiche Outputfunktionen erfüllen, welche die Umwelt aus menschlicher Sicht positiv beeinflussen. Deshalb werden die Outputfunktionen auch als „Dienstleistungs"-Funktionen der Ökosysteme bezeichnet. So beeinflussen Pflanzen beispielsweise durch Transpiration das Klima und produzieren mit Hilfe von Sonnenenergie eine große Menge Biomasse, die in Nahrungsnetze einfließt (weiße Pfeile) oder einfach akkumuliert. Eine zentrale Frage in der Forschung ist, ob eine größere Anzahl von Arten die Funktionsfähigkeit von Ökosystemen erhöht.*

Biodiversität

Die funktionelle Bedeutung der Artenvielfalt

BERNHARD SCHMID

Die Anzahl der auf der Erde vorkommenden Arten von Lebewesen ist keine Naturkonstante und lässt sich nicht durch einfache physikalische Gesetzmäßigkeiten erklären. Die Vielfalt des Lebens hat sich über lange Zeit durch Evolution entwickelt und ist auch heute noch eine dynamische Größe. Es stellt sich deshalb die Frage, welchen Einfluss die Biodiversität auf die Eigenschaften von Ökosystemen hat und ob ein von Menschen verursachter Rückgang der Biodiversität negative Auswirkungen auf ihre natürliche Umwelt hat.

 DOI:10.1002/biuz.200310236 © 2003 Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

VISIT…

LANZAROTE
Caliente.com

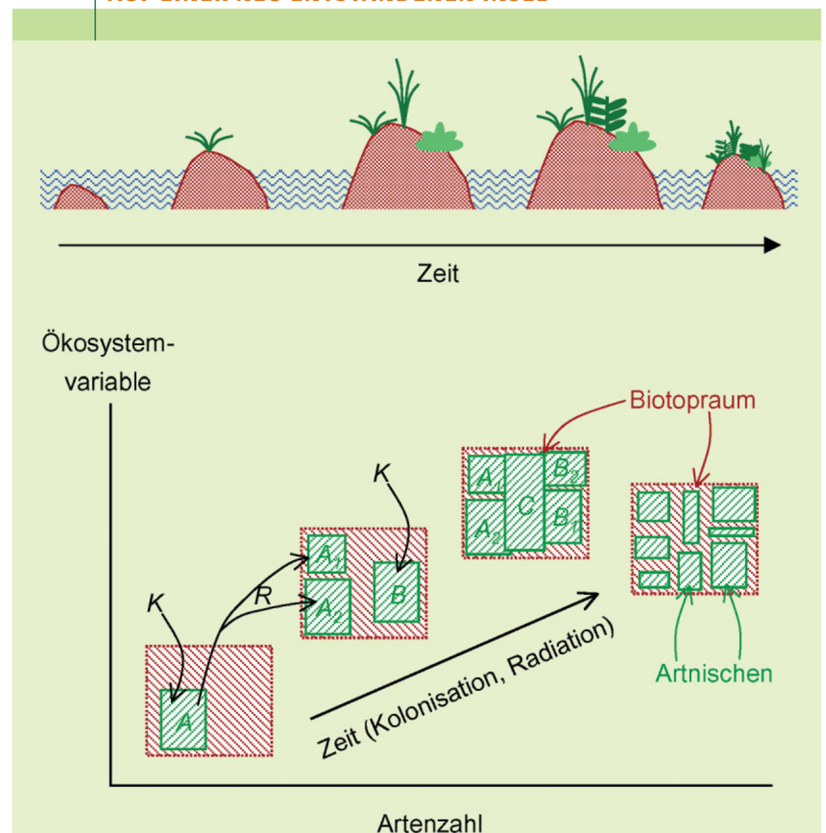
Planeten ohne oder vielleicht mit einfachem Leben haben eine ganz andere Kruste und Atmosphäre als die Erde. Auch die Erde beherbergte in ihren Anfängen kein und später für lange Zeit nur einfaches Leben. Erst durch die langsame und kontinuierliche Evolution der Lebewesen, die im Verlauf der Erdgeschichte zu immer mehr verschiedenen, zunehmend größeren und komplexeren Formen führte, entstand die immense Fülle von Arten, aus der sich die heutigen Lebensgemeinschaften zusammensetzen. Durch die Wechselwirkungen dieser Arten untereinander und mit der abiotischen Umwelt entstehen Ökosysteme, deren spezifische Eigenschaften unsere Erde zu einem außergewöhnlichen Planeten machen, einem Planeten mit fruchtbaren Böden, sauerstoffreicher Atmosphäre, Temperaturen im ein- bis zweistelligen Grad-Celsius-Bereich und großen Vorräten an Biomasse und organischer Substanz. Es sind diese „Dienstleistungs"-Funktionen der Ökosysteme, die die Erde überhaupt lebensfähig für Menschen machen (Abbildung 1).

In der modernen Biodiversitätsforschung stellen sich somit zwei grundlegende Fragen, nämlich die nach der Entstehung und die nach der funktionellen Bedeutung der Artenvielfalt. Während die Beschäftigung mit der ersten Frage aufdecken kann, weshalb es so viele Arten gibt, kann die Untersuchung der zweiten Frage zeigen, ob die Anzahl und Verschiedenartigkeit der Arten sich auf die Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften und die Eigenschaften von Ökosystemen auswirkt. Möglicherweise besteht zwischen den beiden Fragen auch ein innerer Zusammenhang, indem beispielsweise zu einem System so lange Arten durch Einwanderung oder Evolution hinzugefügt werden können, bis gewisse Funktionen wie etwa die Biomasseproduktion ein vorgegebenes Niveau erreichen, das von Klima und Boden bestimmt wird (Abbildung 2). Obwohl dies bereits von Liebig [8] und anderen nach ihm immer wieder vermutet wurde (ein aktueller Verfechter einer „neutralen Theorie der Biodiversität" ist Hubbell [4]), gibt es keine empirischen Untersuchungen. In diesem Artikel möchte ich mich vor allem mit der zweiten Frage befassen, zu der in den vergangenen zehn Jahren verschiedene wichtige experimentelle Arbeiten durchgeführt wurden. Als Ökosystemvariable werde ich besonders die Biomasseproduktion beispielhaft betrachten, da diese dem landwirtschaftlichen Ertrag entspricht, der von einer Fläche abgeführt werden kann. Dabei ist klar, dass langfristig die abgeführten Stoffe unter anderem durch Düngung wieder auf die Fläche zurückkehren müssen, damit die Kreisläufe der chemischen Elemente geschlossen werden.

Biodiversitätsexperimente simulieren zufälligen Artenverlust

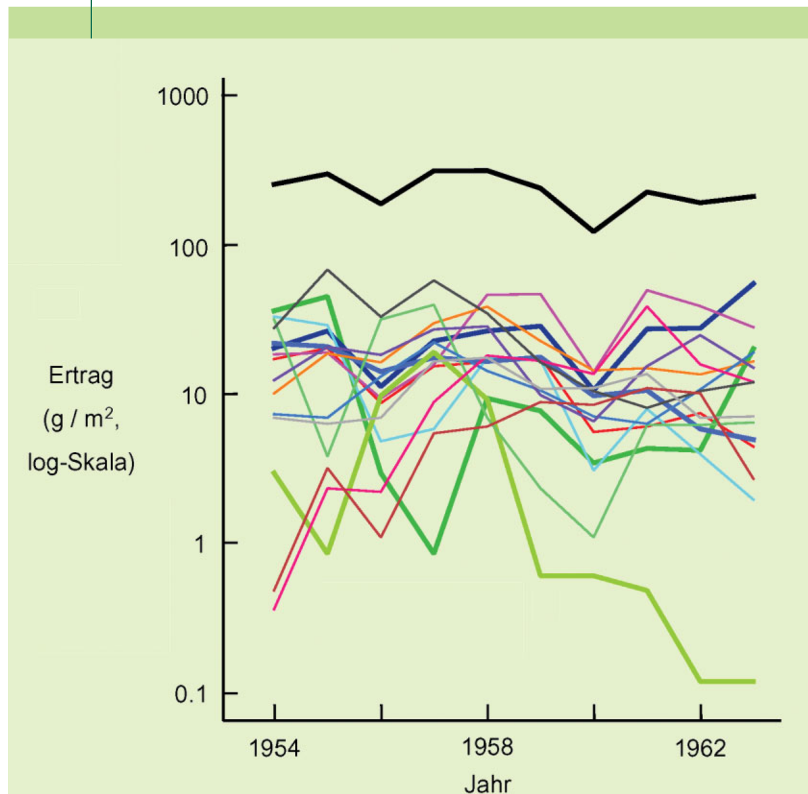
Die Frage nach der funktionellen Bedeutung der Artenvielfalt ist nicht einfach zu beantworten, da offensichtlich alle existierenden Ökosysteme funktionieren, wenn eine Besiedlung und Sukzession auf einer vormals freien Fläche erfolgt ist. Im dynamischen Gleichgewicht zwischen Einwanderung und Auswanderung sowie Populationsvergrößerungen einiger Arten auf Kosten anderer bleiben Ökosystemeigenschaften, wie beispielsweise der Heuertrag von Wiesen, relativ konstant (Abbildung 3, [10]). Gemäß einem Vergleich zahlreicher Waldökosysteme teilt sich die relativ konstante Gesamtbiomasse einfach in zahlreiche kleinere Anteile zwischen den Arten auf, wenn die Artenzahl groß ist [2]. Hier zeigt sich das Problem vergleichender Studien: Obwohl verschiedene Flächen sich in ihrer Artenzahl und im Artenbestand unterscheiden, stehen doch auf allen Flächen grundsätzlich die gleichen Arten zur Auswahl zur Verfügung. Erst wenn dieser Gesamtartenpool verändert und damit das natürliche Gleichgewicht gestört wird, können wir sagen, was für Folgen es hat, wenn gewisse Arten gar nicht mehr verfügbar sind – wenn es also keine „Ersatzkandidaten" mehr gibt, die in eine entstehende Lücke einspringen. Artenverlust könnte beispielsweise bedeuten, dass alle Baumarten aussterben würden, eine Möglichkeit, die in der erwähnten vergleichenden Studie gar nicht in Betracht gezogen wurde.

ABB. 2 | ENTWICKLUNG DER ÖKOSYSTEMEIGENSCHAFTEN AUF EINER NEU ENTSTANDENEN INSEL



Nach einem Kolonisationsereignis (K) kann sich eine Art im Lauf der Evolution durch Radiation (R) in mehrere neue Arten aufspalten. Damit nimmt auch die Intensität der Ökosystemprozesse zu, bis der Biotopraum (braunrot) von den Nischen der vorkommenden Arten (grün) ausgefüllt ist. Der Rückgang der Ökosystemprozesse vom dritten zum vierten Biotopraum-Nischen-Bild (am Ende der im unteren Bild diagonal eingezeichneten Zeitachse) ist rein hypothetisch.

ABB. 3 | **STABILER GESAMTERTRAG TROTZ POPULATIONSSCHWANKUNGEN**



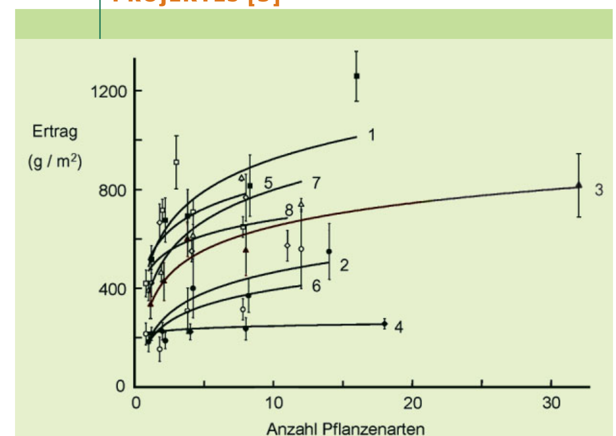
Ertrag des Gesamtbestandes (fette schwarze Linie) und der 15 wichtigsten Pflanzenarten (andere Linien) in einer Wiese in Südrussland über eine Beobachtungsdauer von zehn Jahren [10]. Es fällt auf, dass die Einzelarten starke, aber oft gegenläufige Populationsschwankungen aufweisen, so dass der Gesamtertrag relativ stabil bleibt. Drei Gräser und ein Klee sind durch fette Linien beispielhaft hervorgehoben: Festuca pratensis** **(dunkelblau) hat einen relativ konstant hohen Einzelertrag, derjenige von** ***Bromus inermis **(mittelblau) sinkt konstant, während die dritte Grasart** ***Agrostis stolonifera*** **(dunkelgrün) und der Klee** ***Trifolium hybridum*** **(hellgrün) starke, aber gegenläufige Schwankungen aufweisen.***

Um den kausalen Zusammenhang zwischen Biodiversität und Ökosystemfunktionen zu untersuchen, müssen daher Experimente ausgedacht werden, welche die einem Ökosystem zur Verfügung stehende Artenauswahl durch simulierte Aussterbeszenarien künstlich reduzieren. Dies wurde erstmals vor zehn Jahren in England, den USA, der EU und der Schweiz gemacht [12]. Dabei wurden allerdings keine so drastischen Situationen simuliert wie der Verlust aller Baumarten. Vielmehr wurden Arten zufällig aus dem Gesamtartenpool gestrichen, da dies eher den gegenwärtigen Aussterbeprozessen in der Natur entsprechen sollte. Die „Entfernung" von Arten erfolgte vor der Zusammenstellung der experimentellen Artengemeinschaften, sozusagen auf dem Reißbrett der Versuchsplanung. Nachdem ein Pool von Arten definiert worden war, der möglichst gut ein natürliches Ökosystem repräsentiert, wurden aus diesem Pool zufällig Arten ausgewählt und zu künstlichen Ökosystemen von beispielsweise einer, zwei, vier und acht Arten zusammengestellt. In den künstlich zusammengestellten Ökosystemen wurden anschließend Messungen vorgenommen, um die prognostizierte Zunahme der Funktionsfähigkeit mit zunehmender Artenzahl zu testen.

Ökosystemfunktionen der Biodiversität

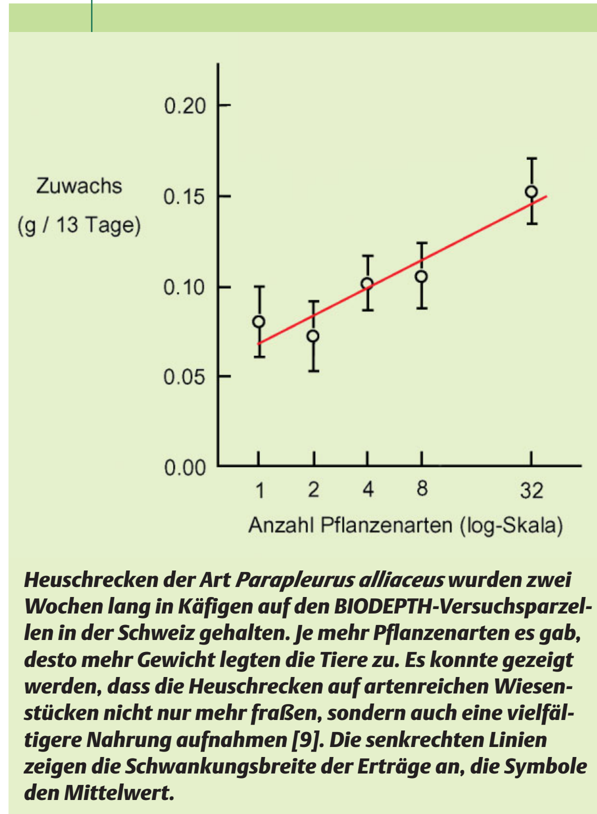
Die Biodiversitätsversuche mit zufälligem Artenverlust zeigten in den meisten Fällen einen positiven Zusammenhang zwischen der Artenzahl und der Produktivität von Ökosystemen (Tabelle 1). Ein gutes Beispiel dazu sind die Resultate des europäischen BIODEPTH-Projektes, in dem an acht Standorten nach dem gleichen Versuchsplan Graslandökosysteme mit zunehmend reduzierter Artenzahl angepflanzt wurden (Abbildung 4, [3]). Trotz Unterschieden zwischen den Standorten nahm im Durchschnitt mit jeder Verdoppelung der Anzahl von Pflanzenarten die Biomasseproduktion der Systeme um 80 Gramm (oberirdische Pflanzentrockenmasse) pro Quadratmeter und Jahr zu. Diese Resultate waren für die Forschenden aus Ökologie und Landwirtschaft überraschend, ja sogar schockierend [6]. Auf Grund ihrer bisherigen Erfahrungen sollte zwischen Produktivität und Artenzahl, insbesondere bei Düngung, ein negativer Zusammenhang bestehen. Es galt sogar die Regel, dass eine produktive Monokultur unter günstigen Bedingungen in

ABB. 4 | **ARTENZAHL-PRODUKTIVITÄTSKURVEN AUF ACHT STANDORTEN DES BIODEPTH-PROJEKTES [3]**



1 = Deutschland, 2 = Portugal, 3 = Schweiz, 4 = Griechenland, 5 = Irland, 6 = Schweden, 7 = S-England, 8= N-England. Der Ertrag ist die von September bis Juni produzierte oberirdische Trockenmasse der Pflanzen (abgeschnitten auf fünf Zentimeter Höhe). Um die Auswirkungen der simulierten Aussterbeszenarien zu verstehen, wird die Grafik von rechts nach links „gelesen". Die senkrechten Linien zeigen die Schwankungsbreite der Erträge auf Feldern mit gleicher Artenzahl an, die Symbole den Mittelwert des Standortes. Gleiche Symbole stehen für gleiche Standorte. Es wird ersichtlich, dass mit abnehmender Artenzahl jeder weitere Verlust zu einem noch größeren Ertragsverlust führt. Die Standorte mit den flachsten Kurven und tiefsten Erträgen haben die für Graslandökosysteme klimatisch ungünstigsten Bedingungen (Portugal, Griechenland, nördliches Schweden). Der Standort in Deutschland weist eine hohe Bodenfruchtbarkeit auf und hat die höchste Kurve.

ABB. 5 | ARTENREICHTUM UND GEWICHTZUNAHME



Heuschrecken der Art Parapleurus alliaceus wurden zwei Wochen lang in Käfigen auf den BIODEPTH-Versuchsparzellen in der Schweiz gehalten. Je mehr Pflanzenarten es gab, desto mehr Gewicht legten die Tiere zu. Es konnte gezeigt werden, dass die Heuschrecken auf artenreichen Wiesenstücken nicht nur mehr fraßen, sondern auch eine vielfältigere Nahrung aufnahmen [9]. Die senkrechten Linien zeigen die Schwankungsbreite der Erträge an, die Symbole den Mittelwert.

ihrem Ertrag von einer Mischung kaum übertroffen werden könnte. Durch die neuen Erkenntnisse hat nun ein allgemeines Umdenken begonnen, das durch die Forderungen nach einer Ökologisierung der Landwirtschaft sehr unterstützt wird.

Parallel zur oberirdischen Produktivität veränderten sich auch verschiedene andere Ökosystemfunktionen bei simuliertem Artenverlust. So waren beispielsweise die Bodenbedeckung durch die Vegetation und das Stickstoffaufnahmevermögen in artenarmen Pflanzengemeinschaften signifikant geringer als in artenreichen [12]. Der simulierte Artenverlust führte aber nicht nur zu einer Abnahme der Intensität von Energie- und Stoffflüssen im Ökosystem, sondern beeinflusste auch Artenzahl, Zusammensetzung und Aktivität der mit den Pflanzen assoziierten Fauna und Mikroorganismengemeinschaften. So kam es beispielsweise durch den mit der niedrigeren Pflanzenproduktivität verbundenen verringerten Eintrag von Kohlenstoff in den Boden zu einer Abnahme der Aktivität und Diversität von Bakterien, die die verschiedenen Kohlenstoffquellen im Boden abbauen [14]. Auf der trophischen Stufe der oberirdischen Primärkonsumenten konnten Versuchstiere einer Heuschreckenart nicht mehr so viel Gewicht zulegen, wie dies auf artenreichen Flächen mit größerer Produktivität der Fall war (Abbildung 5, [9]).

Neben diesen allgemeinen Beziehungen zwischen Artenverlust und Ökosystemfunktionen konnten jedoch in den Biodiversitätsversuchen auch zahlreiche spezifische Effekte einzelner Arten oder Artenkombinationen beobachtet werden, die auf die große Komplexität der Netzwerke in biologischen Systemen hinweisen. Eine besondere Bedeutung kommt in Graslandökosystemen der Symbiose von Leguminosen mit Knöllchenbakterien der Gattung *Rhizobium* zu. Durch diese Interaktion wird atmosphärischer Stickstoff in das Ökosystem eingeführt, der anschließend auch anderen Pflanzenarten zu verstärktem Wachstum verhilft [13].

Die bisherigen Biodiversitätsversuche geben eine klare Antwort auf die in diesem Artikel gestellte Hauptfrage: Die Folgen eines zufälligen Artenverlustes für die Funktionsfähigkeit von Ökosystemen sind überwiegend negativ zu bewerten. Die in den Abbildungen 1 und 2 illustrierten positiven Zusammenhänge zwischen großer Artenzahl und der Intensität von Ökosystemprozessen gibt es tatsächlich. Gut funktionierende Ökosysteme mit vielen Arten sind „Naturfabriken", in denen unsere Umwelt „produziert" wird und machen die Erde im wörtlichen Sinne lebensfähig. In unserem eigenen Interesse tun wir gut daran, diesen Ökosystemen ihre Artenvielfalt zu belassen. Aus den Resultaten der Biodiversitätsversuche geht nicht hervor, weshalb Ökosysteme viele oder zumindest mehrere Arten brauchen, um gut zu funktionieren. Es wird auch noch untersucht, wie der positive Zusammenhang zwischen Artenzahl und Funktionsfähigkeit durch die Standortbedingungen beeinflusst

TAB. 1 | EINIGE BIODIVERSITÄTSVERSUCHE UND DEREN HAUPTRESULTATE

Ort	Referenz (zitiert in [12])	Versuchsdauer (Jahre)	Plotgröße (m^2)	Diversitätsstufen (Artenzahl)	Beziehung Artenzahl-Ertrag	Beziehung Artenzahl-Bodenstickstoff
USA	Hooper & Vitousek 1997/98	2	2.25	2–9	flach	negativ
USA	Tilman et al. 1997	3	169	1–32	positiv	negativ
EU	Hector et al. 1999	2	4	1–32	positiv	
Schweiz	Niklaus et al. 2001	5	1.27	5,12,31	positiv	negativ

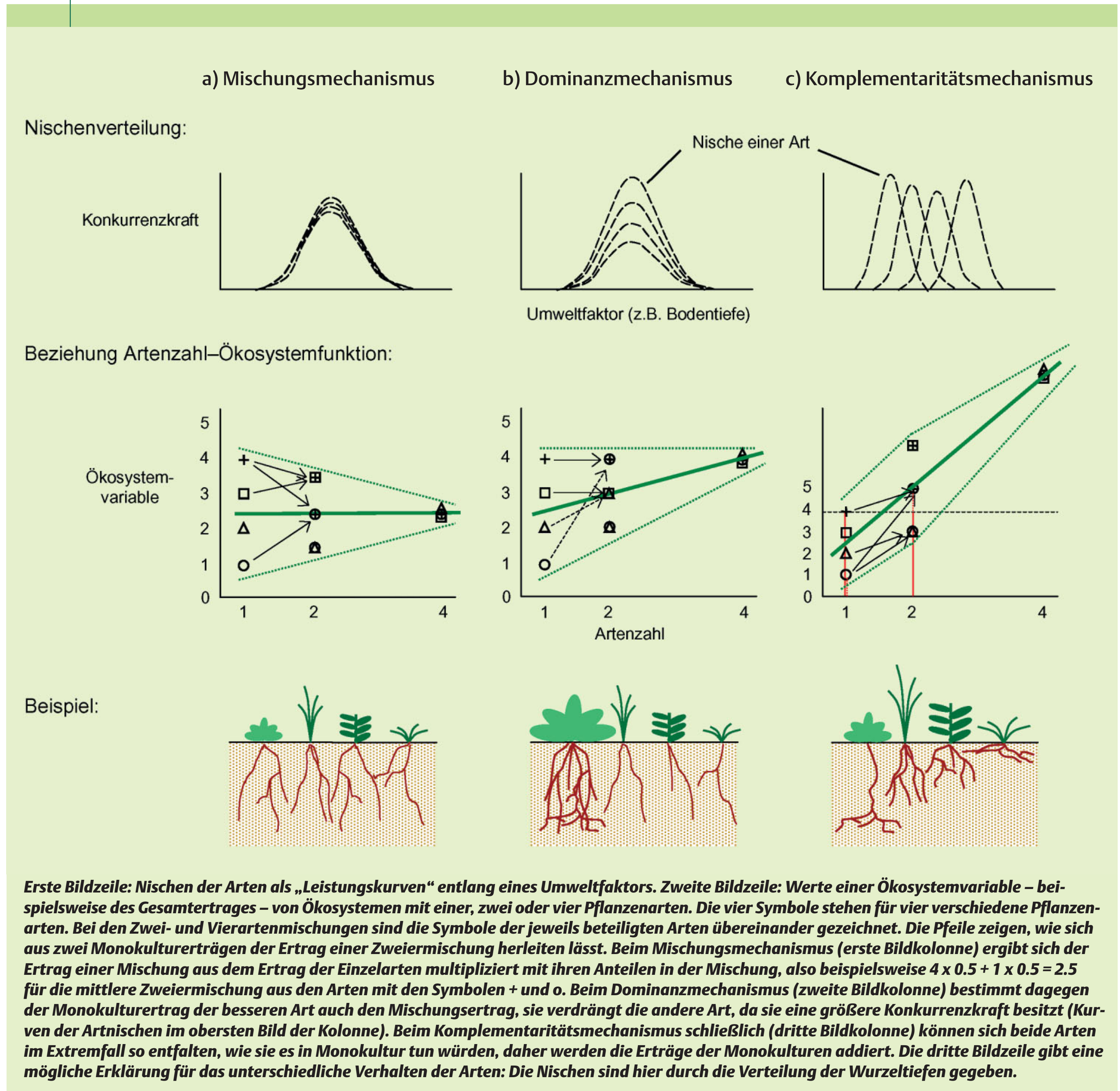
Diese Versuche wurden mit Grasland-Ökosystemen im Freiland durchgeführt. Die experimentelle Manipulation der Diversität bezieht sich auf die Anzahl der Pflanzenarten, die in den experimentellen Ökosystemen angesät (erste drei Versuche) oder angepflanzt wurden (Versuch in der Schweiz). Der Zusammenhang zwischen der Artenzahl und dem Ertrag als Produktivitätsmaß war im Allgemeinen positiv, aber mit einer abnehmenden Tendenz bei höheren Artenzahlen. Durch die erhöhte Produktivität konnten die artenreichen Ökosysteme mehr Stickstoff aus dem Boden aufnehmen, was sich in drei untersuchten Fällen in einer negativen Beziehung zwischen der Artenzahl und dem im Boden verbleibenden Stickstoff ausdrückte. Die erhöhten Stickstoffwerte, beispielsweise unter Monokulturen, können eine Belastung des Grundwassers zur Folge haben.

wird. In den folgenden Kapiteln möchte ich zuerst auf die möglichen Erklärungsmechanismen der Biodiversitätseffekte eingehen und dann deren Abhängigkeit von anderen Faktoren besprechen.

Dominanz und Komplementarität

Die Universalität des experimentell gefundenen positiven Zusammenhangs zwischen Artenzahl und Ökosystemeigenschaften ist erstaunlich, da es ja letztlich immer die einzelnen Individuen der vorkommenden Arten sind, die zur Leistung des Gesamtsystems beitragen. Gibt es Ökosystemeigenschaften, die unabhängig von der Artenzusammensetzung bei einer gewissen Anzahl und Unterschiedlichkeit der Arten eine bestimmte Ausprägung erreichen? Oder passen sich gar Einzelindividuen und Arten in ihren Beiträgen zur Funktion des Gesamtsystems so an, dass der für eine bestimmte Biodiversität von den abiotischen Umweltfaktoren vorgegebene Wert erreicht wird – beispielsweise eine Ge-

ABB. 6 | MECHANISMEN ZUR ERKLÄRUNG VON BIODIVERSITÄTSEFFEKTEN



Erste Bildzeile: Nischen der Arten als „Leistungskurven" entlang eines Umweltfaktors. Zweite Bildzeile: Werte einer Ökosystemvariable – beispielsweise des Gesamtertrages – von Ökosystemen mit einer, zwei oder vier Pflanzenarten. Die vier Symbole stehen für vier verschiedene Pflanzenarten. Bei den Zwei- und Vierartenmischungen sind die Symbole der jeweils beteiligten Arten übereinander gezeichnet. Die Pfeile zeigen, wie sich aus zwei Monokulturerträgen der Ertrag einer Zweiermischung herleiten lässt. Beim Mischungsmechanismus (erste Bildkolonne) ergibt sich der Ertrag einer Mischung aus dem Ertrag der Einzelarten multipliziert mit ihren Anteilen in der Mischung, also beispielsweise 4 x 0.5 + 1 x 0.5 = 2.5 für die mittlere Zweiermischung aus den Arten mit den Symbolen + und o. Beim Dominanzmechanismus (zweite Bildkolonne) bestimmt dagegen der Monokulturertrag der besseren Art auch den Mischungsertrag, sie verdrängt die andere Art, da sie eine größere Konkurrenzkraft besitzt (Kurven der Artnischen im obersten Bild der Kolonne). Beim Komplementaritätsmechanismus schließlich (dritte Bildkolonne) können sich beide Arten im Extremfall so entfalten, wie sie es in Monokultur tun würden, daher werden die Erträge der Monokulturen addiert. Die dritte Bildzeile gibt eine mögliche Erklärung für das unterschiedliche Verhalten der Arten: Die Nischen sind hier durch die Verteilung der Wurzeltiefen gegeben.

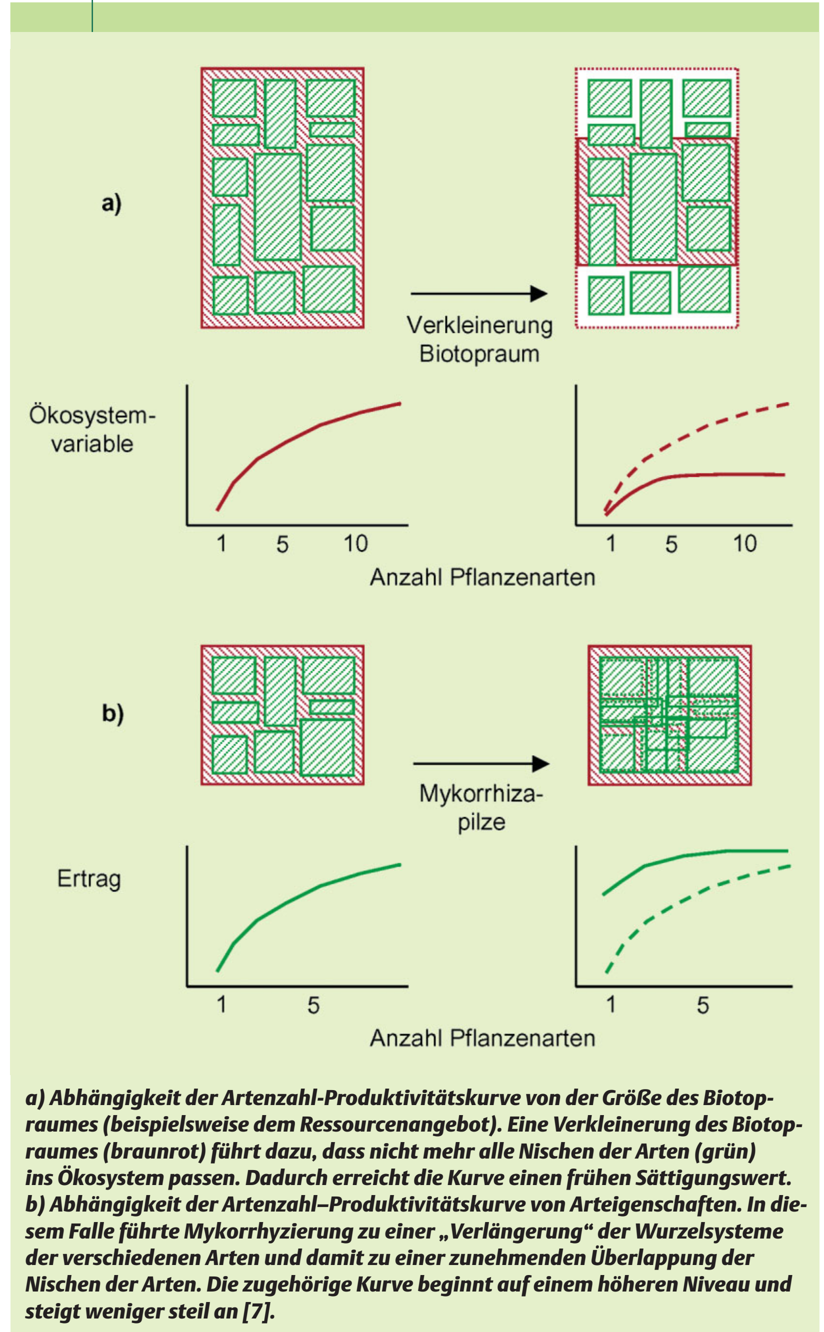
samtbiomasse von einem Kilogramm pro Quadratmeter Wiesenfläche? Diese Fragen können heute noch nicht beantwortet werden, da sie nicht speziell untersucht wurden. Bisher können für den experimentell nachgewiesenen positiven Zusammenhang zwischen Artenzahl und Ökosystemfunktionen erst statistische Erklärungsmodelle gegeben werden.

Im Wesentlichen stellt sich die Frage, weshalb nicht eine Art allein alle Funktionen im Ökosystem erfüllen kann, insbesondere da eine solche Art einen großen Selektionsvorteil hätte und dementsprechend erfolgreich evoluieren müsste. Offenbar ist jedoch eine zu große Vielseitigkeit innerhalb einer Art oder gar innerhalb eines Individuums mit Kosten verbunden, so dass es zu einer gewissen Spezialisierung und Komplementarität zwischen Arten kommt. Eine besonders auffällige Arbeitsteilung findet im Ökosystem zwischen Primärproduzenten (vor allem Pflanzen), Primär- und Sekundärkonsumenten (vor allem Tiere) und Destruenten (vor allem Mikroorganismen) statt. Weniger eindeutig ist die Notwendigkeit einer „Arbeitsteilung" innerhalb dieser trophischen Stufen. Gerade bei Pflanzen, deren Vielfalt in Experimenten manipuliert wurde, wäre denkbar, dass eine dominante Art die Produktivkraft einer Mischung erreicht oder sogar überschreitet. Es wurden daher verschiedene Erklärungsmodelle für die beobachteten Biodiversitätseffekte vorgeschlagen, die ich mit Mischungs-, Dominanz- und Komplementaritätsmechanismus bezeichne (Abbildung 6).

Den unterschiedlichen Erklärungsmechanismen der Biodiversitätseffekte liegen unterschiedliche Nischenmodelle der Artenverteilung in einer intakten, artenreichen Lebensgemeinschaft zu Grunde. Angenommen, alle Pflanzenarten einer Wiese hätten vergleichbare Umweltansprüche und Konkurrenzkraft, wären aber unterschiedlich produktiv, so würden wir erwarten, dass der landwirtschaftliche Gesamtertrag dieser Wiese sich aus den proportionalen Anteilen der Arten multipliziert mit ihren Einzelerträgen in Monokultur ergibt (Mischungsmechanismus, Abbildung 6a). Wichtig ist bei dieser Überlegung, dass pflanzliche Monokulturen einen konstanten Ertrag produzieren, der innerhalb weiter Grenzen unabhängig von der Ansaatdichte ist. Wenn wir also anstatt 1000 Samen 2000 Samen einer Art pro Quadratmeter ansäen, so führt dies normalerweise nicht zu einer Ertragserhöhung. Ebenso erwarten wir keine Ertragserhöhung, wenn wir von zwei Arten A und B anstatt 500 + 500 Samen 1000 + 1000 Samen ansäen. Der Mischungsmechanismus führt zu einem konstanten mittleren Ertrag aber abnehmenden Ertragsschwankungen mit zunehmender Artenzahl. Dies spricht an sich gegen die Verwendung von Mischungen anstelle von besonders geeigneten Monokulturen. Immerhin kann jedoch durch die geringere Ertragsschwankung ein positiver „Versicherungswert" aus der Biodiversität erwachsen (s. unten).

Im Falle des Dominanzmechanismus ist das zu Grunde liegende Modell der Nischenverteilung ähnlich: Die Nischen der Arten überlappen stark (Abbildung 6b), so dass wenige oder nur eine einzelne Art dominant werden und im Extremfall die angesäte Mischung praktisch zu einer Monokultur wird. In diesem Falle müsste der Ertrag der ursprünglichen Mischung dem Einzelertrag der dominanten Art entsprechen. Da mit zunehmender Artenzahl in einer Mischung verschiedene dominante Arten zur Verfügung stehen und wir zudem annehmen, dass die dominant werdenden Arten besonders hohe Einzelerträge haben, steigt der mittlere Ertrag aufgrund dieses „sampling"- oder „selection"-Effektes an [5]. Gleichzeitig nehmen Ertrags-

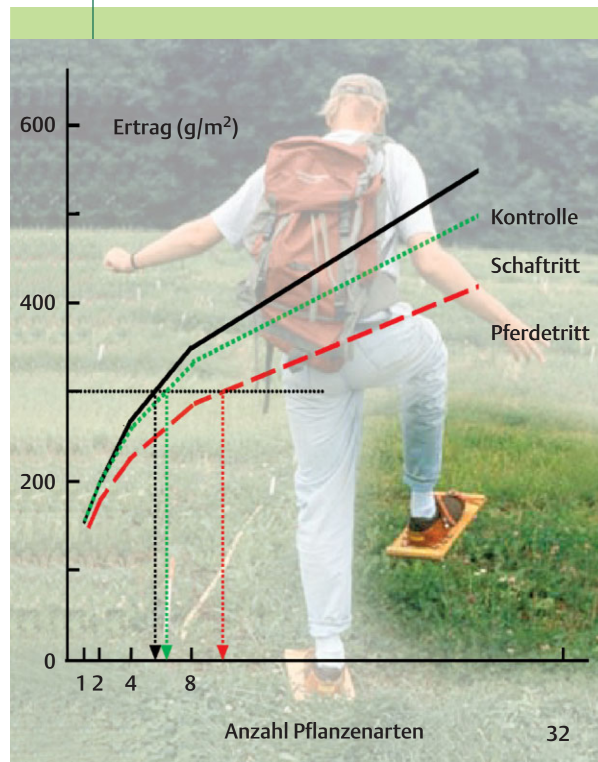
ABB. 7 | ABHÄNGIGKEITEN DER ARTENZAHL-PRODUKTIVITÄTSKURVE



a) Abhängigkeit der Artenzahl-Produktivitätskurve von der Größe des Biotopraumes (beispielsweise dem Ressourcenangebot). Eine Verkleinerung des Biotopraumes (braunrot) führt dazu, dass nicht mehr alle Nischen der Arten (grün) ins Ökosystem passen. Dadurch erreicht die Kurve einen frühen Sättigungswert. b) Abhängigkeit der Artenzahl–Produktivitätskurve von Arteigenschaften. In diesem Falle führte Mykorrhyzierung zu einer „Verlängerung" der Wurzelsysteme der verschiedenen Arten und damit zu einer zunehmenden Überlappung der Nischen der Arten. Die zugehörige Kurve beginnt auf einem höheren Niveau und steigt weniger steil an [7].

schwankungen mit zunehmender Artenzahl wie beim Mischungsmechanismus ab, so dass die Punktwolke in der Grafik von Produktivität und Artenzahl eine horizontale obere Begrenzungslinie bekommt (Abbildung 6b). Der Dominanzmechanismus steht in gewissem Widerspruch zu einigen theoretischen Grundannahmen in der Ökologie. So sollten normalerweise konkurrenzstarke Arten engere ökologische Nischen besitzen als konkurrenzschwache. Ferner ist nicht klar, ob dominante Arten jene mit den höchsten Erträgen in Monokultur sein sollten, da theoretische Modelle einen genetisch determinierten negativen Zusammenhang zwischen Konkurrenzkraft und Produktivität voraussagen [15].

ABB. 8 | EINFLUSS VON SIMULIERTEM HUFTRITT AUF DIE ARTENZAHL-PRODUKTIVITÄTSKURVE



Unter den Brettern der Versuchsperson befinden sich Schaf- oder Pferdehufen. Obwohl dieser simulierte Huftritt zu einer zunehmenden Heterogenität des Untergrundes führte, nahm die funktionelle Bedeutung der Anzahl Pflanzenarten, gemessen an der Steigung der Ertragskurven, ab. Die gestrichelte horizontale Linie bei einem Ertrag von 300 g und die von den Schnittpunkten der horizontalen Linie mit den drei Kurven ausgehenden senkrechten Pfeile zeigen, dass es auf Flächen mit Pferdehuftritt ungefähr doppelt so viele Arten braucht wie auf Flächen ohne oder mit Schafshuftritt, um diesen Ertrag zu erzielen. Der Ertrag ist die von September bis Juni produzierte oberirdische Trockenmasse der Pflanzen (abgeschnitten auf 5 cm Höhe und bezogen auf einen Quadratmeter; Originaldaten von 1997). Untersucht am Standort „Lupsingen" des BIODEPTH-Projektes.
Bild: J. Joshi

Im Gegensatz zu den ersten beiden Mechanismen liegt dem Komplementaritätsmechanismus ein Nischenmodell zu Grunde, das eine Arbeitsteilung zwischen den Arten erlaubt. Dadurch kann eine Mischung höhere Erträge produzieren als jede einzelne Art in Monokultur (Abbildung 6c). Pflanzenarten können sich zum Beispiel hinsichtlich ihrer Architektur unterscheiden und so Wasser und Nährstoffe aus unterschiedlichen Bodentiefen aufnehmen oder ihre Blätter zur Lichtaufnahme komplementär anordnen. Eine andere, besonders wichtige Form der Komplementarität betrifft die Aufnahme von Luft-Stickstoff durch Leguminosen und von Nitrat-Stickstoff durch Gräser.

In einigen Fällen konnte mit detaillierten statistischen Analysen der Resultate aus Biodiversitätsversuchen die relative Bedeutung von Dominanz- und Komplementaritätsmechanismus abgeschätzt werden. Die teilweise noch nicht publizierten Analysen (D. Tilmans Versuche in Minnesota und BIODEPTH-Projekt in Europa) zeigen, dass der Dominanzmechanismus anfänglich eine wichtige Rolle spielt, mit Fortdauer der Versuche aber der Komplementaritätsmechanismus immer mehr an Bedeutung gewinnt.

Durch den Nachweis des Komplementaritätsmechanismus ergeben sich interessante neue Aspekte für die Anwendung von Mischungen in der Landwirtschaft, da in diesem Falle auch mit optimaler Auswahl von Monokulturen nicht der gleiche Ertrag erzeugt werden kann wie mit Mischungen. Auch im Falle des Dominanzmechanismus kann jedoch eine hohe Anfangsbiodiversität von Interesse sein, einerseits, weil dadurch die produktivsten Arten von den Mischungen selbst „gefunden" werden und weil andererseits die subdominanten Arten unter veränderten Umweltbedingungen selbst dominant werden können und so als Versicherung die Ertragsstabilität der Mischungen gewährleisten.

Abhängigkeit von Umweltfaktoren und Arteigenschaften

Nach der Diskussion der Erklärungsmechanismen von Biodiversitätseffekten stellt sich nun die Frage, unter welchen Umweltbedingungen und in welchen Ökosystemen die funktionelle Bedeutung der Artenvielfalt besonders groß ist. Da unter landwirtschaftlichen Bedingungen Intensivierung oft zu einem Artenrückgang bei gleichzeitiger Produktivitätssteigerung führt, wurde zunächst angenommen, dass ein positiver Biodiversitätseffekt nur unter ungünstigen Nährstoffbedingungen eintritt. Nun haben aber alle bisher durchgeführten Versuche das Gegenteil gezeigt, nämlich eine stärker positive Artenzahl–Produktivitätsbeziehung auf fertileren Substraten. Rückblickend betrachtet ist dies auch einleuchtend, denn je mehr Ressourcen angeboten werden, desto größer ist der „Biotopraum" und desto mehr Nischen passen in diesen hinein (Abbildung 7a).

Im landwirtschaftlichen Zusammenhang wurde bisher einfach noch nie versucht, den durch die Intensivierung verursachten Artenrückgang zu verhindern, um so gleich-

zeitig eine hohe Artenzahl und eine hohe Produktivität zu erreichen.

Eine weitere nicht bestätigte Annahme besagt, dass die funktionelle Bedeutung der Artenvielfalt in variablen und heterogenen Umwelten wichtiger sein sollte als in homogenen Umwelten, weil dadurch mehr Möglichkeiten für Komplementarität gegeben sind. Das Prinzip der Arbeitsteilung ist jedoch nicht abhängig von der Heterogenität der Umwelt, vielmehr führen Unterschiede zwischen Spezialisten selbst zu Diversität und Heterogenität. Die Möglichkeit zur Ausdifferenzierung zwischen Arten sollte sogar in konstanten und homogenen Umwelten mit großem Ressourcenangebot am größten sein. Wir versuchten in einem Zusatzexperiment im BIODEPTH-Projekt Heterogenität durch simuliertes „trampling" mit Pferde- und Schafshufen zu erzeugen. Dabei zeigte sich, dass diese künstlich erzeugte Heterogenität zu einer Abflachung der Artenzahl–Produktivitätskurve führte (Abbildung 8).

Die funktionelle Bedeutung der Artenvielfalt ist dann besonders groß, wenn sich die Arten in Eigenschaften unterscheiden, die für die Ressourcenaufnahme und -umwandlung wichtig sind. Dadurch ergibt sich die Möglichkeit zur Arbeitsteilung und Komplementarität. In den meisten Biodiversitätsversuchen wurde daher zwischen der Anzahl funktioneller Gruppen und Ökosystemfunktionen ein deutlicherer Zusammenhang gefunden als zwischen der Anzahl an Arten und Ökosystemfunktionen. Eigentlich ergibt sich die funktionelle Bedeutung der Artenvielfalt gerade dadurch, dass sich Arten in ihren Eigenschaften selbst in einer zufällig zusammengesetzten Lebensgemeinschaft unterscheiden. Könnte man diese funktionelle Vielfalt, beispielsweise die Vielfalt der Wurzeltiefen in einer Pflanzengemeinschaft, relativ einfach messen, so wäre diese der Artenvielfalt als Erklärungsgröße für die beobachteten Ökosystemeffekte wahrscheinlich vorzuziehen [12].
Es muss allerdings berücksichtigt werden, dass die Arteigenschaften auch plastisch sind und sich unter bestimmten Umweltbedingungen ändern können. In einem eleganten Versuch zeigten Klironomos und Mitarbeitende [7], dass Mykorrhizierung in Pflanzengemeinschaften zu einer Abschwächung der Artenzahl–Produktivitätskurve führte, weil durch die „Verlängerung" der Pflanzenwurzeln der verschiedenen Arten durch Pilzhyphen die ursprünglich vorhandene funktionelle Vielfalt von Wurzeltiefen zwischen den Pflanzenarten ausgeglichen wurde (Abbildung 7b).

Biodiversität als Versicherung

Neben der funktionellen Bedeutung der Artenvielfalt für die Ökosysteme wird die Möglichkeit diskutiert, dass Arten mit an sich gleichen funktionellen Eigenschaften je nach Umweltbedingungen unterschiedlich wichtig werden können und damit eine Versicherung für Ökosysteme darstellen. Als Beispiel können wir ein System mit einer Leguminosenart einem System mit drei Leguminosenarten gegenüberstellen. Alle diese Leguminosenarten gehören zur gleichen funktionellen Gruppe der Stickstofffixierer. Im artenreicheren System sind zwei der drei Arten eigentlich überflüssig. Diese eingebaute Redundanz ist wie ein Sicherheitsprinzip, fällt eine Leguminosenart aus irgendeinem Grund aus, so kann eine andere an ihre Stelle treten. Ein Hinweis dafür, dass dieses Sicherheitsprinzip funktioniert, kann in der größeren räumlichen und zeitlichen Stabilität artenreicher Ökosysteme gegenüber artenarmen gesehen werden (vgl. auch Abbildung 3). Zusammenfassend können wir also sagen, dass eine große Anzahl funktioneller Gruppen in einem Ökosystem dessen Funktionsfähigkeit zum gegenwärtigen Zeitpunkt erhöht, eine große Anzahl von Arten innerhalb der funktionellen Gruppen hingegen eine Versicherung dieser Funktionsfähigkeit für die Zukunft bedeutet.

Unterschiede zwischen Experiment und Natur

Was sagen uns nun die Resultate der Biodiversitätsexperimente in Bezug auf die funktionelle Bedeutung der Artenvielfalt in der Natur? Wie bereits erwähnt, wird in vergleichenden Studien unter günstigen Standortbedingungen oft eine negative Beziehung zwischen Produktivität und Artenvielfalt von Graslandökosystemen gefunden. Dies kann jedoch im Allgemeinen darauf zurückgeführt werden, dass noch andere Faktoren im Spiel sind. In der Landwirtschaft beispielsweise führte die zunehmende Intensivierung zwar zu einer Produktivitätssteigerung, gleichzeitig aber zum lokalen Aussterben vieler Arten. Haben diese Arten nur einen geringen Anteil am Gesamtertrag, so wird ihr Verlust durch den Produktivitätszuwachs der übrigen Arten mehr als wettgemacht. Ferner handelt es sich dabei nicht um zufällige Aussterbeprozesse, wie sie in den Biodiversitätsversuchen simuliert wurden. In Zukunft sollten daher auch in Versuchen die Folgen nicht-zufälliger Artenverluste auf die Funktionsfähigkeit von Ökosystemen getestet werden. Immerhin zeigt sich, dass nach einer Extensivierung, wie sie heute vielerorts in Europa angestrebt wird, durch artenreiche Wiesen ein größerer Heuertrag erzielt werden kann als durch artenarme [11].

INTERNET

Internetseite des Instituts für Umweltwissenschaften der Universität Zürich:
www.uwinst.unizh.ch

Internetseite des Forums Biodiversität Schweiz:
www.biodiversity.unibe.ch

Internetseite des BIODEPTH-Projektes der EU:
www.cpb.bio.ic.ac.uk/biodepth/contents.html

Internetseite des Biodiversitätsexperimentes in Jena:
www2.uni-jena.de/biologie/ecology/biodiv/index.html

Zufall oder Koevolution?

Eine der interessantesten Fragen, die im Zusammenhang mit der funktionellen Bedeutung der Artenvielfalt aufgeworfen wird, ist die nach der Angepasstheit und Evolutionsmöglichkeit artenreicher Ökosysteme selbst. Obwohl in der Evolutionsbiologie noch bis vor kurzem eine sehr gen- und individuenorientierte Sichtweise vorherrschte, die bereits die „Gruppenselektion" innerhalb von Arten verpönte, werden in neuerer Zeit Stimmen laut, die eine gruppenorientierte Sichtweise vorschlagen oder sogar von „community genetics" [17] und „ecosystem adaptation" [1] reden. Dies führt zur alten Frage, ob Lebensgemeinschaften selbst gewisse Eigenschaften von „Super-Organismen" haben können, oder ob sie zufällige Ansammlungen von Arten darstellen, die sich zu einem bestimmten Zeitpunkt an einem bestimmten Ort zusammenfinden [11]. Gemäß den Gesetzen der Evolutionsbiologie könnte man erwarten, dass im Lauf der Zeit aus einer Zufallsgemeinschaft durch Koevolution und gegenseitige Nischendifferenzierung eine Lebensgemeinschaft entsteht, deren Arten besser aufeinander abgestimmt sind, einen höheren Grad der Arbeitsteilung und eine größere Zahl mutualistischer Beziehungen aufweisen. Diese Hypothese könnte durch Biodiversitätsversuche geprüft werden, in denen Lebensgemeinschaften mit normalerweise nicht gemeinsam vorkommenden Arten solchen mit normalerweise gemeinsam vorkommenden Arten gegenübergestellt würden und gleichzeitig die Artenvielfalt in beiden Reihen manipuliert würde.

Eine Antwort gibt es bereits: Die in der Natur vorkommenden Ökosysteme haben sich nicht generell in die Richtung des größtmöglichen Ertrages entwickelt. Nach der Aufgabe der Versuchsflächen aus dem BIODEPTH-Projekt konnten wir feststellen, dass die gleichzeitig artenreichsten und produktivsten Flächen instabil waren und schon ein geringer Invasionsdruck vorher nicht vorhandener Arten zum beschleunigten Aussterben bereits vorhandener Arten und damit einhergehend zu einem Produktivitätsverlust führte. In der Tat sind es solche Invasions- und Aussterbeprozesse, die in der natürlichen Situation zu einem Gleichgewicht führen können, in dem der eigentliche Kausalzusammenhang zwischen Artenvielfalt und Produktivität nicht mehr sichtbar ist [11].

Forschung und Anwendung

Alarmiert durch den dramatischen Rückgang der Artenvielfalt in zahlreichen Ökosystemen, insbesondere auch in solchen mit menschlicher Nutzung, ist die Forschung über die funktionelle Bedeutung der Artenvielfalt zu einem zentralen Thema in der modernen Biologie geworden. Die erste Generation von Versuchen, in denen hauptsächlich die Anzahl von Pflanzenarten in Graslandökosystemen zufällig variiert wurde, deckte als große Überraschung einen deutlich positiven Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und Ökosystemfunktionen auf. Nun geht es darum, die Relevanz dieser Befunde zu hinterfragen und in weiteren Versuchen die postulierten Mechanismen zu analysieren. Dabei sind in zahlreichen Richtungen Erweiterungen möglich: Erweiterung der simulierten Aussterbeszenarien über die zufälligen hinaus, Erweiterung der betrachteten taxonomischen Gruppen über die Pflanzen hinaus, Erweiterung der räumlichen und zeitlichen Skala der Versuche, Erweiterung der betrachteten Umweltbedingungen und letztlich auch Erweiterung der Zielsetzung von der reinen Erkenntnis zur möglichen Anwendung.

Durch angewandte Forschung könnten für die Landwirtschaft an Stelle von Einzelarten oder Varietäten mit bestimmten Eigenschaften ganze Artengemeinschaften und Ökosysteme mit bestimmten Eigenschaften entwickelt werden. Die Resultate der hier beschriebenen Versuche legen nahe, dass es relativ einfach wäre, beispielsweise artenreiche Wiesenökosysteme mit höherer Produktivität als jene naturnaher Wiesen zu erzeugen. Zu lange wurde in der modernen Landwirtschaft auf die Nutzung der funktionellen Bedeutung der Artenvielfalt verzichtet, obwohl dieses Potenzial in anderen, etwa tropischen Agrarsystemen schon lange bekannt war und eingesetzt wird [16]. Die Gründe für die Entwicklung von Hochleistungssystemen geringer Diversität (sowohl genetischer Diversität innerhalb von Arten als auch Diversität zwischen den Arten) in der bisherigen modernen Landwirtschaft waren jedenfalls nicht wissenschaftlicher Natur, sondern einschränkende Randbedingungen wie fehlende Pflanz- und Erntetechnologie, notwendige Standardisierung zum Schutz von Eigentumsrechten und andere wirtschaftliche oder politische Interessen. Dabei wurde auch dem Versicherungsaspekt der Biodiversität, der besonders wichtig bei der genetischen Diversität innerhalb von Arten ist, wenig Beachtung geschenkt. Es ist zu hoffen, dass durch die neuen Forschungsergebnisse auch in der Anwendung ein Umdenken stattfinden wird.

Zusammenfassung

Ein Zusammenhang zwischen Artenzahl und Funktionsfähigkeit von Ökosystemen lässt sich nur nachweisen, wenn die Artenzahl in Versuchen experimentell reduziert (oder erhöht) wird. Solche Versuche wurden in den vergangenen zehn Jahren durchgeführt und zeigten zahlreiche positive Effekte der Biodiversität auf Ökosysteme. Die Erklärung für diese Effekte reicht von einem einfachen statistischen Auswahl-Mechanismus, bei dem artenreiche Systeme mit größerer Wahrscheinlichkeit besonders leistungsfähige, dominante Arten enthalten, bis zu einer vollständigen Arbeitsteilung zwischen Arten, die gemeinsam eine höhere Leistung erbringen können, als es die einzelnen Monokulturen tun würden. Die Wirklichkeit liegt zwischen diesen beiden Extremen und hängt sowohl von der Größe des Biotopraumes wie dem Grad der Nischendifferenzierung zwischen den Arten ab. Die funktionelle Bedeutung der Artenvielfalt stellt ein immenses Potential dar, das in Zukunft auch landwirtschaftlich genutzt werden sollte.

Literatur

[1] R. Cropp, A. Gabric, Ecosystem adaptation: do ecosystems maximize resilience?, Ecology **2002**, 83, 2019-2036.

[2] B. J. Enquist et al., General patterns of taxonomic and biomass partitioning in extant and fossil plant communities, Nature **2002**, 419, 610-613.

[3] A. Hector et al., Plant diversity and productivity experiments in European grasslands, Science **1999**, 286, 1123-1127.

[4] S. P. Hubbell, The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, 2001.

[5] M. A. Huston, Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity, Oecologia **1997**, 110, 449-460.

[6] J. Kaiser, Rift over biodiversity divides ecologists, Science **2000**, 289, 1282-1283.

[7] J. N. Klironomos et al., The influence of arbuscular mycorrhiza on the relationship between plant diversity and productivity, Ecology Letters **2000**, 3, 137-141.

[8] J. Liebig, Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. Vieweg, Braunschweig, 1840.

[9] A. B. Pfisterer et al., Dietary shift and lowered biomass gain of a generalist herbivore in species-poor experimental plant communities, Oecologia **2003**, 135, 234-241.

[10] T. A. Rabotnov, Peculiarities of the structure of polydominant meadow communities, Vegetatio **1966**, 13, 109-116.

[11] B. Schmid, Wie wirkt sich ein Rückgang der Biodiversität auf die Produktivität von Graslandökosystemen aus?, Nova Acta Leopoldina **2003**, NF 87, 328, 113-131.

[12] B. Schmid et al., Empirical evidence for biodiversity – ecosystem functioning relationships in Functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions (Hrsg.: A. P. Kinzig, S. W. Pacala, D. Tilman), Princeton University Press, Princeton, 2002, 120-150.

[13] E. M. Spehn et al., The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-European study of grassland biomass nitrogen, Oikos **2002**, 98, 205-218.

[14] A. Stephan et al., Plant diversity positively affects soil bacterial diversity in experimental grassland ecosystems, Journal of Ecology **2000**, 88, 988-998.

[15] D. G. Tilman, Dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, 1988.

[16] J. Vandermeer et al., Global change and multi-species agroecosystems: concepts and issues, Agriculture Ecosystems & Environment **1998**, 67, 1-22.

[17] T. G. Whitham et al., Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype, Ecology **2003**, 84, 559-573.

Der Autor



Bernhard Schmid, geboren 1952 in Kreuzlingen am Bodensee, promovierte 1980 am Institut für systematische Botanik der Universität Zürich; es folgten Postdoc-Aufenthalte in Großbritannien und den USA 1981–87 und ein START-Stipendium des Schweizerischen Nationalfonds 1987–92. 1992–94 war er Professor für Naturschutzbiologie an der Universität Basel; seit 1994 ist er Professor für Umweltwissenschaften und Direktor des Instituts für Umweltwissenschaften der Universität Zürich. 1999–2001 war er Präsident des Forums Biodiversität Schweiz, 2001 Ko-Präsident von DIVERSITAS. Bernhard Schmid ist Projektleiter in nationalen und internationalen Biodiversitätsprojekten sowie Herausgeber und Gutachter bei zahlreichen wissenschaftlichen Zeitschriften. Seine Interessen in der Forschung gelten dem Zusammenhang zwischen Biodiversität und Populations- sowie Ökosystemprozessen, der Populationsbiologie, der ökologischen Genetik, ökonomischen Aspekten des Biodiversitätsschutzes und der Umweltbildung.

Anschrift:
Prof. Dr. Bernhard Schmid
Institut für Umweltwissenschaften
Universität Zürich-Irchel
Winterthurerstr. 190
CH-8057 Zürich
Email: bschmid@uwinst.unizh.ch